©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Das Lehmnest der sozialen Faltenwespe *Polybia emaciata* und Untersuchungen über seine Regenfestigkeit (Hymenoptera, Vespidae, Polybiinae)[1])

Von Fritz Schremmer
(früher Zoologisches Institut der Universität Heidelberg, jetzt Wien)

Mit 6 Abbildungen und 1 Tabelle

(Vorgelegt in der Sitzung der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse am 15. März 1984 durch das wirkliche Mitglied Wilhelm Kühnelt)

Unter den sozialen Faltenwespen gibt es nur fünf Arten, die Lehmnester bauen. Alle fünf Arten gehören der Gattung *Polybia* an und sind neotropisch verbreitet. Besser bekannt, beschrieben und wiederholt abgebildet sind nur die Nester der beiden Arten *Polybia singularis* Ducke, 1910, und *Polybia emaciata* Lucas, 1879. Während man die Nester der beiden Arten sofort als verschiedenartig erkennt, sind die zugehörigen Wespenarten selbst für den Spezialisten nur schwer zu unterscheiden (Richards, 1978). Ich habe nur Nester von *Polybia emaciata* gefunden und näher untersucht. Ein Nest von *Polybia singularis* wurde – an Hand eines mir von Prof. L. Richter (Bogotá) überlassenen Exemplars – nur äußerlich untersucht. Ich habe die *emaciata*-Nester zu verschiedenen Zeiten (1970–1976) an drei Örtlichkeiten gesammelt: 1. in der Umgebung des Ortes Minka (rund 600 m NN) am Monte San Lorenzo, 60 km entfernt von der nordkolumbianischen Hafenstadt Santa Marta: feuchte Bergwaldregion, kein ausgesprochener Regenwald, untere Region der Kaffeepflanzungen; 2. Umgebung des Ortes Cienaga, eine Landschaft mit Trockendornbusch in Küstennähe, südlich von Santa Marta; 3. Auwaldgebiet mit Urwaldresten in der Nähe der Orte Tolu-Toluviecho-Coloso (Departamento Sucré).

Die bisherigen Nestbeschreibungen und Abbildungen

Das Nest von *Polybia emaciata* wurde zuerst von Möbius (1856) abgebildet und beschrieben (als *P. cayennensis*). Weitere Abbildungen bringen Lucas, 1879, du Buysson, 1899 (als *P. phtisica*), und Rau, 1933 (als *P. fasciata*), Richards, 1978, bringt u. a. eine Farbaufnahme eines *emaciata*-Nestes (Tafel 2, Figur 10). Rau (1933) hat eine sehr eindrucksvolle und jederzeit lesenswerte Schilderung vom Bau und der Regenfestigkeit der *emaciata*-Nester und acht photographische Dokumentaraufnahmen der Lehmnester gebracht. Richards (1978) Beschreibung der *emaciata*-Nester beschränkt sich im wesentlichen auf die Angabe von Dimensionen und Farben usw. Das Farbbild liefert wenig Information.

Im folgenden bringe ich keine neue, detailreiche Nestbeschreibung. Nur einleitend wird ein sicheres Unterscheidungsmerkmal der Lehmnester von *P. singularis* und *P. emaciata* kurz aufgeführt. Alle weiteren Ausführungen beschränken sich auf *P. emaciata*.

[1]) Mit Unterstützung der DFG.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

1. Die habituellen Nestunterschiede

Die Lehmnester von *P. singularis* und *P. emaciata* sind sofort an ihrer Einflugöffnung zu unterscheiden. Das gewöhnlich dickwandigere *singularis*-Nest hat an einer Seite einen langen vertikalen Einflugschlitz, der sehr eng ist und durch welchen jede Wabe direkt von außen her zugänglich ist. Das oberflächlich rauhere und durchschnittlich auch kleinere *emaciata*-Nest hat ein kreisrundes Flugloch. Es liegt ebenfalls seitlich, an einem kurzen schnauzenartigen Vorsprung nahe dem unteren bauchigen Nestabschluß. Sein Mündungsrand ist ringsum wulstartig verdickt.

2. Der Baustil der Nester von *P. emaciata*

Die Lehmnester der *Polybia*-Arten werden allgemein zu den phragmozyttaren Nestern gerechnet. In solchen bilden die Waben Querböden, die bis auf einen Durchschlupf für die Wespen mit der Nestwandung verbunden sind. Daß die *emaciata*-Nester nur unzureichend und ungenau als phragmozyttar bezeichnet werden können, zeigt schon die oberste, am nesttragenden Zweig befestigte Wabe, die ringsum frei und nicht mit der Nestwand verbunden ist. Diesen Umstand hat schon MÖBIUS (1856) deutlich hervorgehoben, ohne allerdings den Begriff phragmozyttar zu verwenden, und auch in einer seiner Abbildungen des *emaciata*-Nestes richtig festgehalten. Auch BISCHOFF (1927) sagt in der Bildunterschrift zur Abbildung 177: „Nest einer *Polybia*; oberste Wabe stelozyttar, die beiden unteren phragmozyttar" Bei dem von BISCHOFF abgebildeten Nest handelt es sich eindeutig um ein *emaciata*-Nest. VAN DER VECHT (1967) weist darauf hin, daß in phragmozyttaren Nestern die erste Wabe mit Stiel (*P. sericea* und *P. catillifex*) bei anderen (*P. jurinei, P. occidentalis*) direkt an die Unterlage befestigt ist (zitiert nach RICHARDS, 1978).

SCHREMMER (1978 c) versuchte eine gewisse Klärung insoferne, als er die Nester von *P. emaciata* als stelo-phragmozyttar bezeichnet. Die Frage, ob die zuerst gebaute Wabe eines Nestes mittels eines Stieles befestigt ist oder ohne Stiel (astelozyttar) direkt an eine Unterlage gebaut wird, ist für die Rekonstruktion einer Phylogenie der Baustile der Nester und für die Verwandtschaftsforschung innerhalb der Vespidae, wie sie von DUCKE (1910) betrieben wurde, von Bedeutung. DUCKE hat die von SAUSSURE eingeführte Nomenklatur der Wespennestbauten für die Verwandtschaftsforschung brauchbar gefunden. RICHARDS (1978) begründet seine Ablehnung einer Vespidensystematik auf Grund der Nestbauten sehr ausführlich. Bedeutsamer als die Frage, ob die oberste Wabe gestielt oder ungestielt ist, ist meines Erachtens die, ob sie mit der Nestwand ringsum fest verbunden oder frei ist. Bedeutsam ist vor allem die Tatsache, daß die Zellen der obersten Wabe nicht auf eine vorher fertig gebaute Querplatte aufgesetzt werden, sondern daß der Wabenboden aus den mosaikartig dicht aneinandergefügten Zellböden besteht. Warum die *emaciata*-Wespen die erste, oberste Wabe nicht mit der Nestwand verbinden, ist wahrscheinlich funktionell mit dem Nestbau zu begründen. Eine verständliche Erklärung wäre die folgende: Durch den Anbau einer Wabe

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

oder bei einer merklichen Gewichtszunahme, z. B. infolge des Heranwachsens von zahlreichen Larven in den Wabenetagen, muß die Befestigung des Nestes am Zweig verstärkt werden. Das geschieht durch Verstärken der Nestwand, wobei die Wespen von außen, oben auf den Zweig, gleichzeitig aber auch von unten, von der Nestinnenseite her, Baulehm anfügen. Wäre die erste, oberste Wabe ringsum mit der Nestwand fest verbunden, dann wäre den Wespen der Zugang zum nesttragenden Zweig von innen her gar nicht möglich, d. h. sie könnten die Halterung am Zweig nur außen, nicht rundherum verstärken.

Bei den bisherigen Beschreibungen der *emaciata*-Nester wurde übersehen bzw. nicht erkannt, warum die beiden obersten phragmozyttaren Waben eine vergleichweise dünnere Grundplatte haben. Weil sie nämlich, ganz im Gegensatz zu den später folgenden, niemals den unteren Nestabschluß bilden mußten. MÖBIUS (1856) meinte noch, die beiden ersten Waben wären deshalb so dünn, weil die Wespen, bevor sie die Zellen errichten, Lehm von der unteren Nestwand wieder abnagen würden. Das ist sicher nicht der Fall. Tatsächlich wird von einem Gründungsschwarm der Wespen beim Neubau des Nestes von vornherein – wie die Beobachtung lehrte –, gewissermaßen in einem Zuge, ein oval- bis eiförmiges, geschlossenes Nest mit drei Waben gebaut. Die oberste, ringsum freie Wabe hat eine durch Verschmelzung der Zellböden entstandene mosaikartig gefelderte Grundplatte. Die darunter folgenden zwei Waben haben eine glatte, durchgehende Grundplatte, auf die erst, nachdem sie fertig gebaut ist, die Zellen aufgesetzt werden. Die ersten beiden phragmozyttaren Waben werden bereits in das noch glockenförmig weit offene Nest hineingebaut (Abb. 1). Erst bei der Vergrößerung eines schon geschlossen gewesenen Nestes wird die neue Wabe zunächst unten an das Nest angebaut (Abb. 2). Diese neu errichtete Wabe rückt zugleich mit dem seitlich nasenartig vorgezogenen Flugloch durch den Bau einer neuen Ummantelung in das Nestinnere. Die Anzahl der auf diese Weise in das Nest einbezogenen Waben kann bei größeren Nestern in der Regel äußerlich an den gürtelartigen Einschnürungen abgelesen werden. Durch das Einbeziehen der Fluglochnase erhält das Nest einen im Umriß annähernd birnförmigen Querschnitt. Das runde Flugloch bleibt als Verbindung zu den oberen Waben erhalten.

Das Baumaterial der Lehmnester

Es ist bisher nicht entschieden worden, ob die von den *Polybia*-Arten gebauten Lehmnester, besonders aber deren Waben, aus reinem Lehm oder aus einer Mischung von Lehm und pflanzlichem Material oder überwiegend sogar aus Wespenpapier bestehen. Alle von mir untersuchten *emaciata*-Nester, auch ihre Waben, waren ohne die geringste Beimischung irgendwelchen pflanzlichen Materials gebaut worden. Die von DU BUYSSON (1899) gemachte Aussage: „Les cellules faites d'un mélange de terre et de carton, sont fixées sur une voûte de ciment assez mince . . ." wurde mehrfach übernommen, u. a. von DUCKE (1910) und zuletzt noch

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

von RICHARDS (1978). Dieser schreibt (1 c., S. 13): „. . . built the envelope of mud but even in them the comb is mainly made of paper." Auf Seite 131 sagt er es nochmals: Die Waben enthielten zwar ein wenig Lehm (mud), bestehen aber größtenteils aus Papier. Nach BISCHOFF (1927) geht die Feststellung von der Beimischung pflanzlichen Materials bei den Lehmnestern auf Beobachtungen von VON IHERING zurück. Er selbst widerspricht diesen Angaben und sagt anschließend, daß ihm Lehmnester vorliegen, die, wie aus dem mikroskopischen Bild des aufgeschwemmten Materials hervorgeht, ohne Zuhilfenahme von Pflanzenteilen aufgeführt wurden. Schon MÖBIUS (1856) und auch RAU (1933), die *emaciata*-Nester eingehender untersuchten, erwähnen nichts von einer Beimischung irgendwelcher pflanzlicher Stoffe zum Baulehm. Ich vermute sehr, daß sowohl die Angabe DU BUYSSONS und wahrscheinlich auch die aller anderen Autoren über eine Beimengung pflanzlicher Stoffe zum Baulehm, auf die wohl jeden Beobachter so stark beeindruckende, ungewöhnliche Zartheit der papierdünnen Wabenwände beruht. – Auch mir war es beim ersten Betrachten eines aufgebrochenen Lehmnestes – es handelte sich um ein Schaustück in einer Sammlung in Medellin – unvorstellbar, wie die Waben von den Wespen aus reinem Lehm (eigentlich müßte man sagen aus sandfreiem, geschlämmtem Ton) gebaut werden. Phil RAU (1933) meinte schon: Ob der Lehm so verwendet wird wie ihn die Wespen vorfinden oder ob sie ihn mit anderen Materialien, z. B. Harz oder Speichel, vermischten, wüßte er nicht, aber es schiene ihm fast unmöglich, daß Lehm (clay) allein zu so zarten Wänden geformt werden kann. Ich kann so wie BISCHOFF heute sagen, daß dem zum Waben-, aber auch zum Nestbau verwendeten Lehm keinerlei pflanzliches Material beigemischt wird.

Ich habe die Dicke der Wabenwände mehrfach gemessen. Sie sind durchschnittlich nur 0,2 mm dick! Sie waren immer aus feinstkörnigem Lehm gebaut, daher auch relativ glatt und meist von einheitlich grauer Farbe. Ihr Aufbau aus vielen aneinandergekitteten Lehmstreifen ist nur

---

Abbildung 1: *Polybia emaciata*. Im Bau befindliches Primärnest (= Nest eines Nestgründungsschwarms). Man sieht von unten in das noch weit offene Nest hinein. Beachte, daß der Durchgang von der sichtbaren zur oberen, nicht sichtbaren Wabe nicht kreisrund, sondern elliptisch zweispitzig ist. Rechts unten am Nestrand sieht man zwei an der Kante reitende Wespen, die dort frischen Lehmmörtel (der dunklere Streifen zwischen den Köpfen der beiden zueinander blickenden Wespen!) angebaut haben.

Nest an einem Baum von *Achras sapota* in etwa 4 m über dem Boden. Cienaga, 8. Februar 1976. Nach einem Farbdiapositiv.

Abbildung 2: *Polybia emaciata*. Fertiges, ovales Primärnest. Flugloch seitlich an einem kurzen nasenartigen Vorsprung. Unten außen am Nest der begonnene Anbau einer neuen Wabe. Nestvergrößerung! Beachte die rauhe, körnige Nestoberfläche!

Nest in einem Mangobaum in etwa 4–5 m Höhe. Über Minka am Monte San Lorenzo, 16. April 1972. Nach einem Farbdiapositiv.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

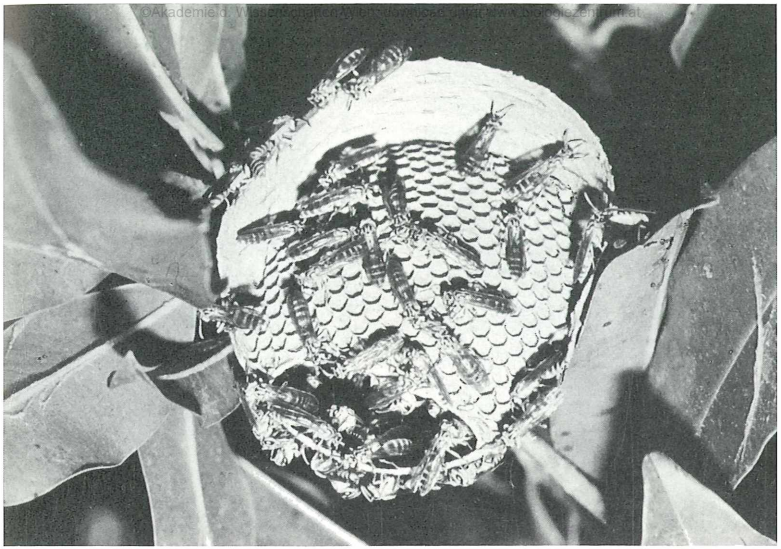

Abb. 1

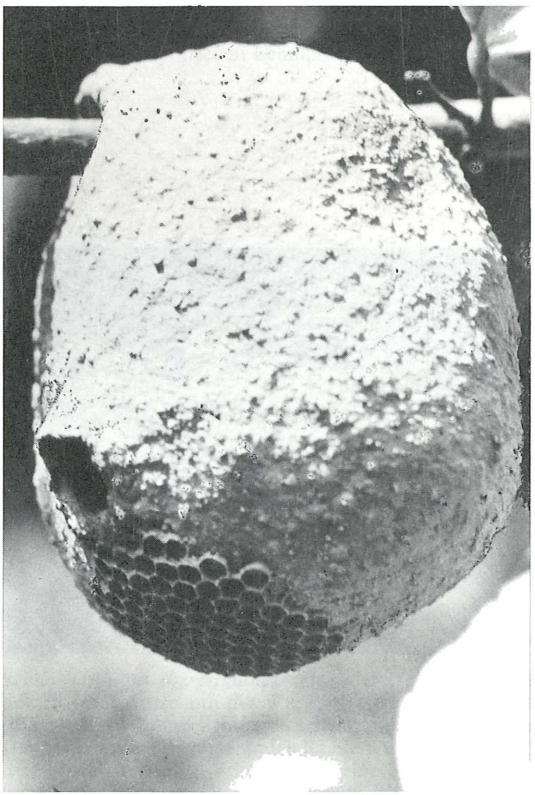

Abb. 2

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

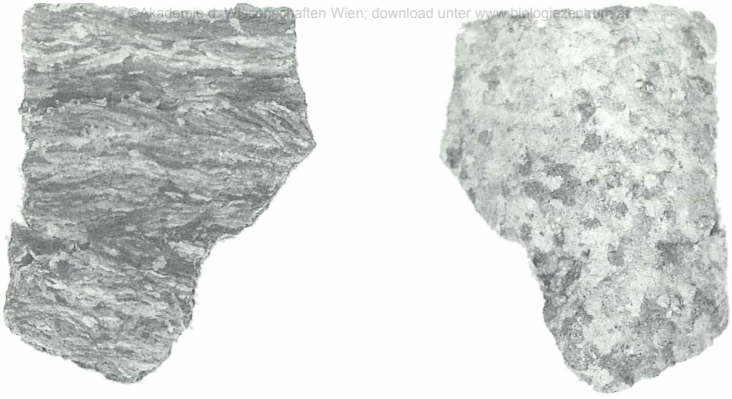

Abbildung 3 a und b: *Polybia emaciata*. Kleines Bruchstück eines Nestmantels: a = von der Innenseite gesehen zeigt es noch den Aufbau aus streifenförmigen Lehmportionen; b = dasselbe Bruchstück von der Außenseite gesehen. Die Streifung ist durch die Auf- und Übereinanderlagerung von zahlreichen Lehmportionen (Klecksen) verdeckt.

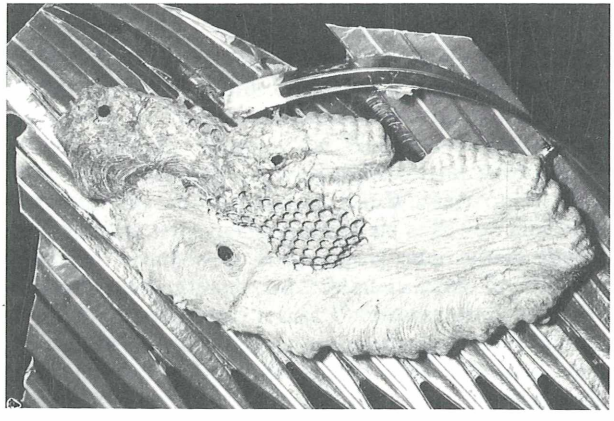

Abbildung 4: *Pseudochartergus chartergoides* morph. *cinctellus*. Nest an der Unterseite eines *Cycas*-Wedels. Kleiner Ausschnitt des Wedels mit Aufsicht auf das Nest von unten. Beachte die unterhalb vom Nestrand sichtbaren schwimmhautartigen Verbindungen (feste Speichellamellen) zwischen den konvergierenden Rändern der Blattfiedern. Rechts im Bild, oberhalb der tiefen Nesteinbuchtung, erkennt man eine breitere, verbindende Speichellamelle, die oben von der von rechts hereingebogenen Blattfieder begrenzt wird. Sincé, 7. September 1973.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

mit der Lupe gut zu erkennen. Der Nestmantel zeigt den gleichen Aufbau. Er verrät uns, daß die Lehmnester in genau derselben Arbeitsweise gebaut werden wie die Nester unserer heimischen Papierwespen (*Vespa*- und *Vespula*-Arten). Die bauenden Wespen reiten an der Kante der im Bau befindlichen Lehmlamelle, wobei sie rückwärts schreiten und unter lebhafter Bewegung der Mundteile frischen Lehm an den Bauteil anfügen (vgl. Abb. 1). Das im Bau befindliche Lehmnest ist nach unten weit offen. In diesem Baustadium ist der Nestmantel noch sehr dünn, wird aber sehr bald verstärkt. Die Wespen klecksen zunächst an der Nestaußenseite, später auch an der Innenseite zahlreiche verfließende Lehmportionen neben- und übereinander. Durch diese Lehmauflage wird der streifige Wandaufbau zuerst außen, dann auch auf der Innenseite verdeckt (Abb. 3 a und b). Die Nestaußenseite wird kleinfleckig, zuweilen, wenn die Wespen stärker verschiedenfarbigen Lehm herantragen, auch buntscheckig (z. B. hellgrau, blaugrau, gelbbraun, gelb)! In trockenen Landschaftsgebieten waren die Nester häufiger sandfarbig gelblichbraun, im Auwaldgebiet dunkler grau, erdfarbig. Mit dem Lehm für die Verstärkung des Nestmantels werden oft größere kantige Sandkörner außen aufgekittet. Dadurch wird die Nestoberfläche körnig-rauh, ähnlich dem sogenannten Glaspapier, wie man es zum Holzschleifen verwendet. Farbe und Rauhigkeit der Nestoberfläche wechseln jeweils mit der Beschaffenheit des örtlich vorherrschenden Bodenlehms.

Die Regenfestigkeit der Lehmnester von *P. emaciata*

Im Vordergrund standen die Fragen: Wie stellen es die Wespen an, daß ihre aus Lehm gebauten Nester den oft sehr heftigen tropischen Regengüssen standhalten? Warum werden die Lehmnester durch den Regen nicht weich wie Straßenkot? Warum fallen sie nicht wie ein naß und schwer gewordener Lehmklumpen von den Zweigen, an denen sie hängen oder an die sie von den Wespen befestigt wurden? Die naheliegende Antwort, daß die Wespen die Nestoberfläche schon irgendwie präparieren würden, so daß sie wasserabstoßend wäre, stimmt jedoch nicht. Die Lehmnester sind benetzbar. Ein Wassertropfen wird auch aufgesaugt, aber auffällig sehr viel langsamer als z. B. von einem luftgetrockneten Lehmziegel (trockenem Straßenkot) oder einem aus gebranntem Lehm bestehenden roten Dach- oder Mauerziegel. Taucht man ein trokkenes, nicht mehr bewohntes, leeres Lehmnest ganz unter Wasser (das Flugloch wird dabei am besten mit einem Finger wasserdicht verschlossen) und zieht es nach einigen Sekunden wieder heraus, dann ist seine Oberfläche durchgehend von einer Wasserhaut überzogen. Das dem Nest oberflächlich anhaftende Wasser wurde bei den anschließenden Nestwägungen als Haftwassermenge berücksichtigt. Von einer wasserabstoßenden Nestoberfläche kann also nicht die Rede sein. In dieser Hinsicht muß ich den Ausführungen von RAU (1933, S. 66): „the drops bounce off as from oily surface." . . entschieden widersprechen. Wassertropfen springen von der Oberfläche des *emaciata*-Lehmnestes kei-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

neswegs ab. Sie werden allerdings nur sehr langsam aufgesaugt. Daß Wasser vom Lehmnest tatsächlich aufgesaugt wird, ließ sich einwandfrei nachweisen durch Wägen der trockenen, der nassen und der mit Wasser überrieselten Nester, die wiederholt, in Abständen von 15 bzw. 30 Minuten, gewogen wurden. Im Versuch wurden die trockenen Lehmnester (vier Stück) mittels einer kleinen Brause eindreiviertel Stunden lang mit Leitungswasser überrieselt. Die sechs Wägungen und die allmählich geringer werdende Wasseraufnahme in diesem Zeitraum ist in Tabelle 1 zusammengestellt.

Alle Lehmnester saugten während der ersten 15-Minuten-Berieselung sehr viel mehr Wasser auf als in jeder der darauf folgenden von gleicher Berieselungsdauer, nämlich in den ersten 15 Minuten 5,6 g, in den letzten 30 Minuten 1,0 oder 15 Minuten 0,5 g. Nach eindreiviertel Stunden Berieselung waren die Nester mit Wasser nahezu gesättigt. Wäre die Berieselung fortgesetzt worden, würde wahrscheinlich nur noch ganz wenig Wasser, nämlich in die Wabenböden, die ja rundum mit der Nestwandung fest verlötet sind, eingesaugt werden. – Durch Auffangen des vom Nest abfließenden Wassers in einer größeren Glaswanne, die ihrerseits überlief, wurde festgestellt, daß nach stundenlanger Überrieselung nur ganz vereinzelt Sandkörner von der Nestoberfläche abgespült worden waren (wahrscheinlich waren sie durch die Manipulation während des Wägens der Nester oberflächlich gelockert worden).

Tabelle 1: Wasseraufnahme eines lufttrockenen Nestes von *Polybia emaciata*

Wägungen	Gewicht des Nestes	Gewicht der aufgenommenen Wassermenge
1. Lufttrocken	228,6 g	
		3,1 g = Haftwasser
2. Mit Haftwasser	231,7 g	
		5,6 g in 15' aufgesaugt
3. Nach 15' Berieselung	237,3 g	
		2,9 g in 30' aufgesaugt
4. Nach 45' Berieselung	240,2 g	
		1,5 g in 30' aufgesaugt
5. Nach 75' Berieselung	241,7 g	
		1,0 g in 30' aufgesaugt
6. Nach 105' Berieselung	242,7 g	
		Summe: 11,0 g in 105' aufgesaugt

Ein trockenes Lehmnest mit 228,6 g Gewicht hat in eindreiviertel Stunden Berieselung insgesamt 11,0 g Wasser, d. s. rund 4,8 % seines Trockengewichtes, aufgesaugt. 3,1 g Wasser hafteten an seiner Oberfläche.

Das Lehmnest von *P. emaciata* wird durch Wasseraufnahme meßbar schwerer, es behält auch seine Form, aber es ist im wassergesättigten Zustand nicht mehr so druckfest wie im trockenen; man könnte z. B. die gewölbte Nestwand mit dem Finger leicht eindrücken. Die Wand würde

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

dabei in kleinere Stücke zerbrechen. Das wurde an anderen, größeren, wassergesättigten Wandbruchstücken festgestellt. Das trockene Lehmnest wird durch Wasseraufnahme zwar mürbe und brüchig, aber der Lehm des Nestes wird nicht mehr weich und formbar.

Das trockene Lehmnest wird im Gegensatz zum lufttrockenen Bodenlehm durch Regenwasser nicht aufgeweicht. Der Unterschied kann mit großer Wahrscheinlichkeit nur auf den bei der Aufsammlung und Verarbeitung des Lehms von den Wespen beigemischten Speichel zurückgehen. Folgende Überlegungen wurden angestellt: Der Wespenspeichel verdunstet nicht, er wird fest und kann durch Wasser nicht wieder flüssig werden. Das Festwerden ist also irreversibel. Demnach muß der Speichel – so lautete die Arbeitshypothese – auch im fertigen, trockenen Lehmnest vorhanden sein. Wie könnte das nachgewiesen werden? Der Versuch, den Speichel im trockenen Wespennest (bzw. in Teilen eines solchen) quantitativ nachzuweisen, wurde nach einigem Bemühen jedoch aufgegeben, weil schon die Korngrößenbestimmung des Lehms, den die Wespen zum Nestbau verwendet hatten, nicht exakt möglich war, und zwar deshalb, weil auch in einem zu Pulver zerkleinerten Nestbruchstück der festgewordene Wespenspeichel als Kittstoff zwischen den Teilchen erhalten ist. Wird der pulverisierte Nestlehm mit Wasser verrührt, dann ergibt das keinen reinen Wassermörtel, wie man ihn bei gleicher Korngrößenmischung aus Bodenlehm, verrührt mit Wasser, erhält. Die durch viele Wägungen und Messungen gewonnenen Ergebnisse waren nicht überzeugend. Die geringe Menge Wespenspeichel, die in einem Nestbruchstück enthalten ist, ist zu gering, um sie mit einer empfindlichen Mikrowaage bestimmen zu können. Man müßte Temperatur, Luftfeuchtigkeit und unterschiedliche Wasserkapazität von Wasser- und Speichelmörtel usw. kontrollieren und berücksichtigen. Nachdem der Versuch, die Speichelzugabe zum Lehm für den Nestbau quantitativ nachzuweisen, unbefriedigend war, wurde der qualitative Nachweis versucht.

Wespenspeichel als fester Kittstoff im trockenen Lehmnest

Wenn der Wespenspeichel im fertigen Lehmnest als festgewordener Kittstoff vorhanden ist, dann muß er als organische Substanz nachweisbar sein. Wird ein Bruchstück des Lehmnestes ausgeglüht, dann wird der als fester Kittstoff im Nestlehm vorhandene Speichel verkohlen und dadurch die Probe geschwärzt werden. Um eine Täuschung (einen Fehler) durch Beimengung (Verunreinigung) irgendwelcher anderer organischer Stoffe (z. B. Humus) zum Lehm auszuschließen, wurde ein Stück trokkener Wassermörtel (= Lehm mit Wasser vermengt) – hergestellt aus Lehm, der mit Bedacht direkt am Fundort des Lehmnestes gesammelt worden war – in gleicher Weise in einer Porzellanschale ausgeglüht. Das Ergebnis dieses Versuchs war ganz eindeutig: Das Nestbruchstück wurde durch das Glühen deutlich dunkler, fast kohlschwarz, das mit Wasser hergestellte, trockene Stück Bodenlehm wurde viel weniger dunkel, mehr

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

bräunlich, im wesentlichen aber deutlich rot wie ein Mauer- oder Dachziegel (gebrannter Ton).

Mit dem Nachweis des Wespenspeichels im Lehmnest wurde der Lehm, wie ihn die Wespen aufsammeln und verbauen, kurz als Speichelmörtel bezeichnet.

Die bisherigen Untersuchungen brachten zunächst nur die Gewißheit, daß die Wespen dem vom Boden aufgesammelten Lehm ihren Speichel beimischen. Die Wespen bauen nicht mit Wasser-, sondern mit Speichelmörtel. Bedeutsam war die Feststellung, daß der Speichel nicht verdunstet. Die Farblosigkeit, das irreversible Hartwerden und die damit verbundene Wasserunlöslichkeit machen den Wespenspeichel zu einem ganz vorzüglichen Bindemittel oder Kittstoff.

Eine vergleichende Untersuchung der Wespennester und der Nestbaustoffe zeigt, daß der Wespenspeichel – so kann man es vorwegnehmend sagen – die verschiedenartigsten pflanzlichen und mineralischen Stoffe zu modellierbaren und haltbaren Baustoffen verbindet.

Die Unterscheidung von fein- und grobkörnigem Baulehm

Die *emaciata*-Wespen bauen die papierdünnen Wände ihrer Waben aus sehr feinkörnigem Lehm; er darf Sandkörner von über 0,2 mm Durchmesser (das ist die Dicke der Zellenwände) nicht enthalten. Der Nestmantel dagegen enthält in der Regel sehr viel größere Sandkörner. Die bauenden Wespen müssen offenbar schon während des Aufsammelns „wissen", ob sie feinstkörnigen Lehm für den Wabenbau oder beliebig gröberen, sandigen Lehm für den Bau der Nestwandung oder deren Verstärkung (Auflagerung) sammeln. Wabenbau und Hüllenbau eines Lehmnestes gehen, wie wir schon erfahren haben, gleichzeitig vor sich (Abb. 1), werden aber wahrscheinlich von verschieden spezialisierten Arbeitsgruppen ausgeführt. Sammelt eine Wespe Lehm für den Wabenbau, dann nimmt sie mit den Mundteilen eine Portion Bodenlehm auf und verarbeitet diese zu einem sehr feinen Speichelmörtel. Man kann sich denken, daß der aufgenommene Lehm unter Zugabe von Speichel durchgekaut wird und daß bereits während des Einspeichelns alle Sandkörner über einer bestimmten Größe ausgesondert werden. Die Meßwerkzeuge für die Bestimmung der Korngröße liegen vermutlich an den Mundgliedmaßen. Nur der ausgesiebte, feinstkörnige Speichelmörtel wird zum Wabenbau verwendet. Es ist noch eine offene Frage, wodurch und wie die einzelnen Wespen dazu bestimmt werden, feinsten oder beliebig grobsandigen Lehm zu sammeln und zu verbauen.

Der Wespenspeichel als Bindemittel und als selbständiger Baustoff

Die Wespennester aus Lehm sind regenfest. Diese Wespen bauen ihre Nester, wie wir es oben nannten, mit Speichelmörtel. Ein Lehm-Wasser-Gemisch, hier Wassermörtel genannt, wird durch Verdunsten des Wassers fest und hart. Der Speichelmörtel dagegen wird im wesent-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

lichen durch Hartwerden des Speichels fest, daneben auch durch Verdunsten des Wassers.

Der Speichel, wie ihn die Wespen aus ihrem Munde abgeben, ist, wie ich mit unbewaffnetem Auge beobachtete, eine leicht visköse, wasserklare Flüssigkeit, die offenbar zunächst mit Wasser (z. B. dem im feuchten Bodenlehm enthaltenen) mischbar ist.

Einige Zeit nach dem Verlassen des Wespenkörpers erstarrt der Speichel irreversibel. Einmal hart geworden, kann er nicht wieder flüssig werden, und auch der Lehm, dem er einmal beigemischt wurde, wird nicht wieder plastisch und knetbar.

Die hier aufgeführten Eigenschaften des Wespenspeichels wurden nicht allein durch die Beschäftigung mit der Frage der Regenfestigkeit der *emaciata*-Nester ermittelt. Es waren auch die Nestbauten vor allem von drei weiteren südamerikanischen Wespenarten daran beteiligt. Diese verwenden ihren Speichel nicht nur als unsichtbares Bindemittel für pflanzliche Fasern oder Detritusteilchen usw., sondern z. T. auch pur, ohne jede Beimischung irgendwelcher pflanzlicher oder mineralischer Stoffe, als feste Brücke oder Verbindung von Blättern oder als dünne, glasige Haut zum Verschluß von Lücken in der Nestabdeckung.

Über einige dieser Nestbauten wird im folgenden berichtet.

Die Nestbauten von *Pseudochartergus chartergoides* morph. *cinctellus*[2])

1. Das Nest an einem großen *Cycas*-Wedel

Die *Pseudochartergus*-Arten bauen in der Regel ihre einzige gedeckte Wabe entweder an die Unterseite größerer, fester Blätter oder zwischen zusammengekittete Blätter. DUCKE (1910) berichtet, daß die Wespen der Gattung *Pseudochartergus* ihre einwabigen Nester in den Hohlraum eingerollter Blätter von Palmen oder Bananen hineinbauen. JEANNE (1970) sagt von der Art *Pseudochartergus fuscatus*: „The combs are connected by pillars to the leaves of a living tree an surrounded by a semitransparent envelope of hardened secretion." Ich fand ein Nest von *Pseudochartergus chartergoides* m. *cintellus* an der Unterseite eines großen *Cycas*-Wedels. Die etwa handtellergroße Wabe war mittels mehrerer 4 bis 5 mm langer Füßchen an die ledrig steifen Fiedern des Wedels befestigt. Die kleinen Wespen konnten leicht zwischen flachem Wabenboden und Wedelunterseite durchkriechen. An diesem Nest, das ich wie beim Lesen eines Buches deutlich vor Augen hatte, beobachtete ich zwei Wespen, wie sie ihren wasserklaren, leicht dickflüssigen Speichel mit den Mundteilen – bei geöffneten Mandibeln – an die Kante einer bereits bestehenden, festen Speichellamelle auftrugen. Die Lamelle überbrückte den schmalen Raum zwischen zwei Fiedern des *Cycas*-Wedels (Abb. 4). Die Beobachtung der nur ihren Speichel auftragenden Wespen bestätigte meine Vermutung, daß die transparenten Überbrückungen und spitz keilförmigen Zwickel zwischen den ledrig steifen Fiedern des Wedels aus nichts ande-

[2]) Determination durch O. W. RICHARDS.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

rem bestehen als aus hartgewordenem Wespenspeichel. Ohne diese Beobachtung, die erkennen ließ, daß die Lamellen aus unzähligen, miteinander verlöteten schmalen Speichelbändern bestehen, war es schwer vorstellbar, wie sie von den Wespen hergestellt werden.

Die festen Speichelbrücken traten jedoch – und das ist hervorzuheben – nur in dem eng umschriebenen Bereich des Blattes auf, der sich direkt über dem Nest befand. Hier hatten sie zweifellos die Aufgabe, das *Cycas*-Blatt zu einem geschlossenen, schützenden Regendach zu machen. Das konnten sie nur dann, wenn sie selbst regenfest waren.

2. Das Palmblattnest

Ein anderes Nest derselben *Pseudochartergus*-Art war zwischen die herunterhängenden Blattstreifen eines zerschlissenen, großen Palmblattes hineingebaut. Die Blattstreifen waren rund um die langgestreckte Wabe zu einer unregelmäßig fünfeckigen, prismatischen Röhre von etwa 40 cm Länge verbunden. Mehrere keilförmige Spalten zwischen den einzelnen Blattstreifen waren in gleicher Weise wie die Zwischenräume der *Cycas*-Blattfiedern durch transparenten, festen Speichel geschlossen (Abb. 5). Die Speichellamellen und Verlötungen der Streifen machten die Blattröhre zu einer formbeständigen Umhüllung für das Nest. Das Nest selbst trägt zur Stabilität insoferne bei, als sowohl der Wabenboden wie die Nestdecke durch zahlreiche kurze Säulchen gegenüber den Wänden abgestützt sind (Abb. 5). In der zwischen anderen grünen Streifen hängenden Blattröhre war das Nest nicht nur gut versteckt, sondern auch gegen Beschädigung durch starken Regen oder direkte Sonnenbestrahlung gut geschützt.

Der zu einer festen Verbindungslamelle erstarrte Wespenspeichel ist in beiden dargestellten Fällen nicht am Bau des eigentlichen Nestes, sondern nur an der Nestumhüllung beteiligt. Bei dem folgenden Nest tritt der festgewordene Wespenspeichel als dünne glasige Haut in Erschei-

---

Abbildung 5: *Pseudochartergus chartergoides* morph. *cinctellus*. Nest in einer der Länge nach aufgeschnittenen Blattröhre (Trockenpräparat). Beachte die kurzen kräftigen Stützpfeiler, mit denen die langgestreckte Wabe mit dem Blattstreifen verbunden ist. Die Wabe linksseitig halb verdeckend eine verbeulte bis zerknitterte (Trocknung!), breite Speichellamelle, die zwei Blattstreifen (von einem ist nur der Rand erhalten) verbindet. Beachte den seidigen Glanz der feinstbogig quergestreiften Speichellamelle. Blattstreifen, besonders ihre Ränder, durch Austrocknung stark eingerollt.

Nest leg. Minka am Monte San Lorenzo, 25. April 1970. Aufpräpariert und photographiert Heidelberg, 1976.

Abbildung 6: *Metapolybia aztecoides*. Gefensterte Nestdecke. Die Nestdecke bzw. die auf der Baumrinde fußende Seitenwand wurde rundum von der Rinde gelöst. Man blickt von der Wabe aus auf die Innenseite der durchleuchteten Nestdecke. Oben der ovale Rohrstutz mit dem vertikal nach oben blickenden Flugloch. Beachte die etwas wellig verlaufende Mittellinie, die durch eine dichte Reihung kleinster Fensterchen markiert wird.

Nest leg. Minka, 19. August 1973. Photographiert M. MIZZARO, Wien, 28. Jänner 1984.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

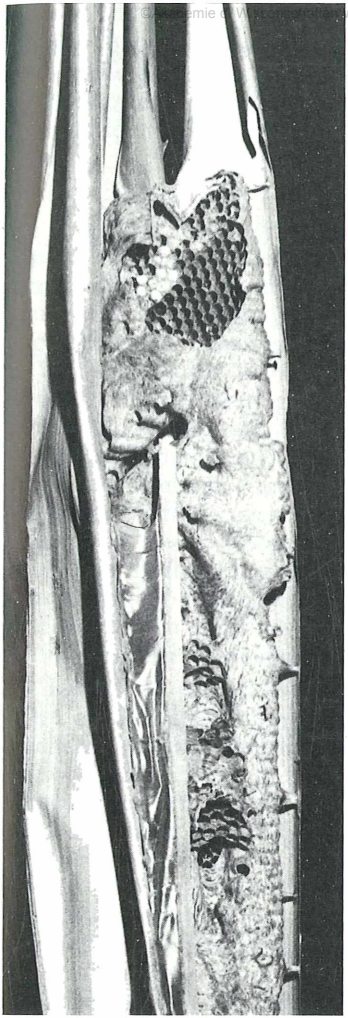

Abb. 5

Abb. 6

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

nung, die die Löcher (Fensterchen) in der Nestdecke über der Wabe schließt.

Die gefensterte Decke über der Wabe des Nestes von *Metapolybia aztecoides*

Der Bau der Nestdecke wird ausführlicher dargestellt. Bei ihr tritt der Speichel nicht nur als Bindemittel, verborgen zwischen den Teilchen der Baustoffe, auf, sondern ist bei diesem Wespenpapier auch als flächig ausgebreitete, hyaline feste Substanz schon mit unbewaffnetem Auge sichtbar.

Die einzige Wabe des *Metapolybia*-Nestes ist direkt auf die Unterlage aufgesetzt (astelozyttar), d. h. die Böden der Zellen werden nicht gebaut, sondern von der nackten Baumrinde gebildet. Bei Nestern an menschlichen Wohnbauten kann die Nestgrundlage auch ein Brett, eine Mauer oder zuweilen sogar eine rostige Blechtafel sein. Bei dem hier zu besperechenden Nest, das an einen dicken Baumstamm gebaut war, ist die Wabe im Umriß hochoval (Abb. 6). Sie wird umgeben von einer von der Baumrinde (Unterlage) steil abstehenden papierdünnen Wand. Sie ist nur wenig höher, als die Zellen der Wabe hoch sind. Sie geht ringsum, um 90 Grad umbiegend, in die flache, gefensterte Decke über der Wabe über. Bei Nestern an einem vertikal stehenden Baumstamm oder an einer Hausmauer befindet sich das Flugloch stets oben an einem kurzen, im Querschnitt ovalen Rohrstutz, der aber nicht an der Unterlage (Rinde, Mauer oder Brett) anliegt. Bei Nestern, die an die Unterseite eines waagrecht liegenden Holzbalkens (z. B. oberer Türrahmen) gebaut wurden, hat das Flugloch keine bevorzugte Lage oder Richtung. Stets befindet es sich in der niederen Seitenwand der Nesthülle.

RAU (1933) berichtet erstmals von kleinen transparenten Fleckchen (von 1 bis 3 mm Durchmesser) in der Nestdecke von *Metapolybia* und spricht von winzigen Glimmerfensterchen (. ,,which seem to be tiny windows of mica . .“). RICHARDS (1951) ist der Auffassung, daß die transparenten Fleckchen der Nestdecke vielleicht aus getrocknetem Speichel (,,dried saliva“) bestehen. Während RAU meinte, jedes Fensterchen sei gewissermaßen sorgfältig für sich ,,eingeglast“, hat schon MÖBIUS (1856) sehr zutreffend berichtet (unter *Polybia pediculata*, nach RICHARDS, 1978 = *Metapolybia cingulata*): ,,Die ganze Innenfläche der Hülle ist mit einem glänzenden Kitt überzogen und über alle Poren derselben als dünne Haut ausgespannt.“ MÖBIUS vermutete schon vor 130 Jahren, daß die erwähnte Kitthaut aus Chitin besteht.

Bemerkenswert ist folgende Beobachtung. An einem im Bau befindlichen Nest an einer Hauswand war bereits der Grundriß der Wabe gebaut worden. Dann wurden die Zellen im zentralen Bereich der Wabe fertiggestellt und gleichzeitig auch die Seitenwand ringsum hochgezogen. Obwohl man in diesem Stadium des Nestaufbaues noch die ganze Wabe einsehen konnte, waren einzelne Zellen des Wabenkerns schon mit Eiern bestiftet und daneben auch andere, in denen dunkel glänzender Nektar

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

eingelagert war. Während ich die Wespen bei ihren Tätigkeiten aufmerksam verfolge, sehe ich eine, wie sie ihre Fühler einen Augenblick lang tastend durch ein Loch der Nestdecke, von der schon ein schmaler Randstreifen im Bau war, durchsteckte. Mit dieser Beobachtung wurde mir schlagartig bewußt, daß die Wespen die Fensterlöcher sozusagen „absichtlich" bauen oder vielmehr aussparen und erst nachträglich mit einer Speichelhaut verschließen. Hält man die von der Unterlage (Baumrinde) abgelöste Nestdecke als Ganzes gegen das Licht, dann erkennt man, daß die Fensterchen mehr oder weniger gleichmäßig verteilt sind. Die leicht wellig verlaufende Mittellinie der hochovalen Nestdecke ist durch eine Kette von dicht aneinandergereihten Fensterchen deutlich markiert. Sie kommt durch das Zusammentreffen der Ränder, der von beiden Seiten her gleichmäßig und gleichzeitig zur Mitte hin gebauten Nestdecke zustande (Abb. 6).

Die Bedeutung der Fensterchen in der Nestdecke ist vollkommen rätselhaft. Man kann schlecht spekulieren, weil die Wespen ein gut bewohntes Nest, von dem man die Nestdecke absichtlich abgenommen hat, tagelang, scheinbar ungestört, weiter betreuen, ohne irgendwelche Anstalten zu treffen, es zu reparieren.

Während die Wabe verschiedener *Metapolybia*-Nester zumeist einheitlich braun ist und aus Holzmoder zu bestehen scheint, besteht der Baustoff für die gefensterte Nestdecke aus einem Gemisch kleinster Teilchen pflanzlichen Ursprungs (Rinden-, Holz-, Laub-, Flechtenteilchen, Pilzhypen, Algenzellen usw.) und mineralischem Staub (u. a. rötlichem Ziegelstaub bei einem Nest einer Hausruine). Die papierdünne Nestdecke ist zunächst nicht sehr elastisch, weil längere Pflanzenhaare oder Bastfasern als verbindende Elemente dem „Papier" entweder ganz fehlen oder in ihm nur vereinzelt vorkommen. Gefestigt wird die Nestdecke durch eine ihre ganze Innenfläche überziehende hauchdünne, silbrig glänzende Speicheltapete, die auch die Fensterlöcher glasig durchsichtig verschließt. Demnach müssen die Wespen ihren Speichel, der ja schon die verschiedenen Baustoffteilchen zusammenhält, gewissermaßen in einem zweiten Arbeitsgang rein, unvermischt – wie einen farblosen Lack – über die ganze Innenfläche verteilen und auch über die Fensteröffnungen hinweg ausbreiten. Wie sie das rein technisch mit ihren Mundteilen fertigbringen, kann ich nicht sagen, beobachtet habe ich sie bei dieser Arbeit nicht. Hervorzuheben ist aber in diesem Zusammenhang, daß die Speicheltapete, die auch die Fenster„scheiben" bildet, keinesfalls so entsteht oder gebaut wird wie die transparenten, hyalinen Zwickel zwischen den Fiedern eines *Cycas*-Wedels, die aus unzähligen, der Fläche nach miteinander verschmolzenen, schmalen Speichelbändern bestehen.

Seidenpapier als Nesthülle bei *Leipomeles dorsata*

Die kleine südamerikanische Wespenart *Leipomeles dorsata* erzeugt eine Art transparentes, dünnes Seidenpapier. Es besteht aus einem wirren, lockeren Gerüst von Planzenfasern. Die Lücken zwischen den

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Fasern oder Faserzügen werden von einer hyalinen, festen Speichelhaut geschlossen (SCHREMMER, 1983). Das Seidenpapier bildet die leicht gewölbte Nestdecke über meist mehrere gestielte Waben, die an die Unterseite grüner Blätter gebaut werden. Außen an die Nestdecke werden Algen oder Moosteilchen angekittet, welche dem Seidenpapier einen grünen Anflug geben und es zweifellos farblich an die Umgebung angleichen. Wiederholt wird von den *Leipomeles*-Nestern berichtet, daß sie eine dunkle Zeichnung oder Tarnbemalung besitzen, die die Blattaderung nachzeichnet (RICHARDS, O. W., et RICHARDS, M. J., 1951).

Der Wespenspeichel enthält reines Chitin

Ein kleines Stück einer aus purem Speichel bestehenden transparenten Lamelle, die der Blattumhüllung eines *Pseudochartergus*-Nestes entnommen worden war, wurde 1982 von Univ.-Doz. Dr. MÄRZ chemisch analysiert. Die Speichellamelle besteht demnach aus reinem Chitin (SCHREMMER und MÄRZ, im Druck).

Die schon von MÖBIUS ausgesprochene Vermutung, daß die Wespen flüssiges Chitin produzieren und als Bindemittel für die Nestbaustoffe verwenden, wurde voll bestätigt. Man kann mit hoher Wahrscheinlichkeit annehmen und voraussagen, daß auch unsere heimischen *Vespula*-Arten Chitinspeichel für die Papierherstellung verwenden. Ich wage sogar die Voraussage, daß auch die Mörtelbiene (*Chalicodoma muraria*) ihre steinharten und sehr beständigen Zellen (Nester) mit einem Chitin-Speichel-Mörtel baut. Einen Hinweis auf die Verwendung von Chitinspeichel lieferte seinerzeit die Beobachtung, daß *Chalicodoma muraria* beim Aufbau jeder einzelnen Zelle eine etwa halbstündige Pause macht. Sie tritt gewöhnlich dann auf, wenn die Biene mit ihrem Speichel eine Zelle bis zur halben Höhe aufgebaut hat. Die Pause benutzt sie, um Blumen zu besuchen, die ihren Energiebedarf decken sollen. Ich vermutete schon damals – ohne dabei an einen chitinhältigen Speichel zu denken –, daß die Biene die Arbeitspause wahrscheinlich einlegen muß, damit der erschöpfte Speichelvorrat wieder aufgefüllt werden kann. Es war mir aufgefallen, daß ich nie eine Mörtelbiene beim Wasserholen beobachten konnte.

Zusammenfassung

1. Es gibt in Südamerika nur fünf *Polybia*-Arten, die Lehmnester bauen.

2. Das Lehmnest von *Polybia emaciata* wird nur im Hinblick auf ganz bestimmte Fragen behandelt.

3. Zunächst wird dargelegt, daß die Bezeichnung der *emaciata*-Nester als phragmozyttar ungenau ist. Die erste oben am nesttragenden Zweig befestigte Wabe ist nämlich nicht, so wie die darunter folgenden, fest mit dem Nestmantel verbunden. Dieser Sachverhalt wird bautechnisch damit begründet, daß die Befestigung des Nestes am Zweig, vom Inneren des Nestes aus, zugänglich bleiben muß.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

4. Die auch in der neueren Literatur wiederholt gemachte Angabe von einer Beimischung pflanzlichen Materials zum Baulehm ist für *emaciata*-Nester sicher, wahrscheinlich aber für alle Lehmnester unzutreffend.

5. Die Lehmnester sind nicht wasserabweisend. Sie nehmen Wasser langsam auf, aber ihr Lehm wird nicht wieder weich und knetbar. Die Wasseraufnahme wurde durch wiederholte Wägungen von mit Wasser überrieselten Nestern nachgewiesen.

6. Wespen bauen nicht mit Wasser-, sondern mit Speichelmörtel. Der dem Baulehm beigemischte Speichel verdunstet nicht, er wird nach einiger Zeit irreversibel fest und muß daher auch im fertigen, trockenen Lehmnest vorhanden sein. Der Nachweis dafür gelang durch Ausglühen eines Nestbruckstückes, das zufolge seines Gehaltes an Speichelsubstanz (organischer Stoff) deutlich geschwärzt wurde.

7. Waben und Nestwand werden zu gleicher Zeit, aber offenbar von verschiedenen Individuen (Arbeitsgruppen) gebaut. Die Wespen müssen schon beim Aufsammeln „wissen", ob sie feinsten Lehm für den Wabenbau oder mehr oder weniger sandhältigen Lehm für den Bau der Außenwand des Nestes holen. Dazu wird als Arbeitshypothese angenommen, daß eine Wespe, die Material für den Wabenbau holt, schon während des Aufsammelns und Einspeichelns des Bodenlehms die zu großen Sandkörnchen aussondert.

8. Der Wespenspeichel, wie er dem Baulehm beigemischt wird, ist als solcher nicht wahrnehmbar. Es gibt jedoch einige neotropische Wespenarten, die ihren Speichel auch pur, unvermischt, als Baustoff verwenden, z. B. um ein grünes Blatt, das sich unmittelbar über der Wabe befindet, regendicht zu machen oder um Blätter zu einer mehr oder weniger geschlossenen, schützenden Hülle für das Nest zu verbinden, wie das von *Pseudochartergus*-Nestern berichtet wird. Bei *Metapolybia aztecoides* wird zunächst eine von kleinen Lücken durchsetzte Nestdecke gebaut. Die Lücken werden durch eine dünne, aber feste Speichelhaut geschlossen, so daß zahlreiche kleine Fensterchen entstehen. Ihre Bedeutung ist noch unbekannt.

9. Die Wespenart *Leipomeles dorsata* erzeugt eine Art dünnes Seidenpapier, bei dem der Anteil des Speichels so groß ist, daß das Papier gut transparent ist.

10. Die chemische Analyse (durchgeführt von Univ.-Doz. Dr. MÄRZ) eines Stückes einer festen Speichellamelle ergab eindeutig, daß sie aus reinem Chitin besteht. Wahrscheinlich produzieren auch die heimischen *Vespula*-Arten Chitinspeichel. Dasselbe wird auch für die Mörtelbiene (*Chalicodoma muraria*) vermutet, die bekanntlich steinharte Zellhaufen baut, die außerordentlich wetterfest sind.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Literatur

BERLAND, L., GRASSÉ, P. P. (1951): Superfamille de Vespoida, in Traité de Zoologie, Vol. X/II, Masson et Cie., Paris.

BISCHOFF, H. (1927): Biologie der Hymenopteren. Biologische Studienbücher V, J. Springer, Berlin, VII + 598, 224 Abbildungen.

BUYSSON, R. DU (1899): Nid de la *Polybia phthisica* Fabr. (Hymén.), Bull. Soc. ent. France 1899, 129–130, 1 figure.

DUCKE, A. (1910): Revision des guêpes sociales polygames d'Amérique. Ann. Mus. nat. Hungarici *8*, 449–544.

IHERING, H. VON (1896): Zur Biologie der sozialen Wespen Brasiliens. Zool. Anz. *19*. 449–453.

JEANNE, R. L. (1970): Description of the nests of *Pseudochartergus fuscatus* and *Stelopolybia testacea* (Hymenoptera, Vespidae). Psyche Camb. *77*, 54–69, 9 figures.

JEANNE, R. L. (1975): The adaptiveness of social wasp nest architecture. Quart. Rev. Biol. *50*, 267–287.

JEANNE, R. L. (1980): Evolution of social behaviour in the Vespidae. Ann. Rev. Entomol. 1980, 25 371–396.

LUCAS, H. (1879): Nouvelle espèce de *Polybia*, Hyménoptère sociale de la famille des Vespides et description du nid de cette espèce. Ann. Soc. ent. France (5) *9*, 363–369, plate 9, figures 1, 2, 3.

MAIDL, F. (1934): Lebensgewohnheiten und Instinkte der staatenbildenden Insekten. X + 823, Verlag Fritz Wagner, Wien.

MÖBIUS, K. (1856): Die Nester der geselligen Wespen. Abhandlung aus dem Gebiet der Naturwissenschaften *3*, 118–171, 19 Tafeln; Hamburg.

RAU, P. (1933): The jungle bees and wasps of Barro Colorado Island. Privately published, Phil RAU, Kirkwood, St. Louis Co., Missouri, 324 pp.

RICHARDS, O. W. (1978): The social Wasps of the Americas. London Brit. Mus. (Nat. Hist.) 1–580, 32 Farbfotos auf 4 Tafeln.

RICHARDS, O. W., RICHARDS, M. J. (1951): Observations on the social wasps of South America (Hymenoptera, Vespidae). Trans. entomol. Soc. London *102*, 1–170.

SAUSSURE, H. DE (1853-8): Monographie des guêpes sociales ou de la tribu des Vespiens. Paris and Geneva. CXCIX+256, 37 plates.

SCHREMMER, F. (1972): Beobachtungen zur Biologie von *Apoica pallida* (OLIVIER, 1791), einer neotropischen sozialen Faltenwespe (Hymenoptera, Vespidae). Insectes Sociaux *19* (4), 343–357; Paris.

SCHREMMER, F. (1977): Das Baumrindennest der neotropischen Faltenwespe *Nectarinella championi*, umgeben von einem Leimring als Ameisenabwehr (Hymenoptera, Vespidae). Ent. Germ. *4*, 356–367.

SCHREMMER, F. (1978a): Eine neotropische Faltenwespenart (Hymenoptera, Vespidae), die Buckelzirpenlarven (Homoptera, Membracidae) bewacht und deren Honigtau sammelt. Ent. Germ. *4*, 183–186.

SCHREMMER, F. (1978b): Zum Einfluß verschiedener Nestunterlagenneigungen auf Nestform und Wabengröße bei zwei neotropischen Arten sozialer Faltenwespen der Gattung *Parachartergus* (Hymenoptera, Vespidae). Ent. Germ. *4*, (3/4): 356–367.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

SCHREMMER, F. (1978c): Das bisher unbekannte Nest von *Charterginus carinatus*, einer neotropischen sozialen Faltenwespe (Hymenoptera, Vespidae). Ent. Gen. *5* (1) : 017–023.

SCHREMMER, F. (1983): Das Nest der neotropischen Faltenwespe *Leipomeles dorsata*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Nestarchitektur der sozialen Faltenwespen (Vespidae, Polisitinae, Polybiini). Zool. Anz. Jena *211*, 95–107

VECHT, J. VAN DER (1967): Bouwproblem van sociale Wespen. Proc. K. nederl. Akad. Wet. *76*, 59–68.

WEST EBERHARD, M. J. (1973): Monogyny in "polygynous" wasps. Proc. VII. Congr. IUSSI, London, 396–403.

WILSON, E. O. (1971): The Insect Societies. Harvard Univ. Press., Cambridge, 1971.

Anschrift des Verfassers: Prof. em. Dr. FRIEDRICH SCHREMMER, A-1070 Wien, Seidengasse 13 (Österreich).